



EESTI MAAÜLIKOOL

Põllumajandus- ja keskkonnainstituut

**Darja Jegorenkova**

**HERBIVOORIA MÄÄR GLOBAALSEL SKAALAL**

**HERBIVORY RATE ON A GLOBAL SCALE**

Bakalaureusetöö

Keskkonnakaitse õppekava

Juhendaja: Pille Gerhold, *PhD*

Tartu 2021

# LÜHIKOKKUVÕTE

Eesti Maaülikool Kreutzwaldi 1, Tartu 51014		Bakalaureusetöö lühikokkuvõte	
Autor: Darja Jegorenkova		Õppekava: keskkonnakaitse	
Pealkiri: Herbivooria määr globaalsel skaalal			
Lehekülgi: 35	Jooniseid: 1	Tabeleid: 3	Lisasid: 0
Osakond: Keskkonnakaitse ja maastikukorralduse õppetool Uurimisvaldkond: B270 taimeökoloogia, B280 loomaökoloogia Juhendaja(d): Pille Gerhold, <i>PhD</i> Kaitsmiskoht ja aasta: Tartu 2021			
<p>1990ndatel aastatel märkasid Coley ja Barone (1996), et herbivooria määr on troopikas oluliselt kõrgem kui parasvöötmes. Nende töö sai herbivooria laiuskraadilise hüpoteesi aluseks.</p> <p>Käesoleva bakalaureusetöö eesmärk on uurida herbivooria määra loodusvöönditi ja tuvastada, kas selles esineb laiuskraadiline muster. Herbivooria määra ülevaate andmiseks otsiti Google Scholar andmebaasist erinevaid teadusartikleid, kasutades märksõnu “latitudinal herbivory”, “global herbivory” ning “herbivory rate”. Allikate seast eristati need, mis tõestavad herbivooria määra laiuskraadilist hüpoteesi ja need, mis ei tõesta ning nende allikate põhjal tehti tabelid, mille abil uuriti herbivooria laiuskraadilist gradienti loodusvöönditi.</p> <p>Käesolevas töös uuriti 19 artiklit, millest 11 kinnitasid, et herbivooria määra laiuskraadiline muster eksisteerib, 8 artiklis ei õnnestunud gradienti tõestada. Käesoleva uurimustöö tulemuste valguses on selge, et herbivooria määr ei ole veel lõpuni uuritud. Töös leiti kõige rohkem artikleid herbivooria määra kohta sega- ja lehtmetsa, lähistroopilise igihalja metsa ja ekvatoriaalse metsa vöönditest. Tulemusi võib põhjendada antud loodusvööndite suure liigirikkusega. Tulemuste põhjal võib ka oletada, et herbivooria määra globaalne muster eksisteerib vähesel määral ainult põhjapoolkeral.</p> <p>Töös selgus, et jää-, okasmetsa-, rohtla- ja kõrbevööndite kohta andmabaasis Google Scholar artiklid herbivooria määra hindamise kohta puuduvad, mis viitab sellele, et herbivooria määra antud loodusvööndites tuleks tulevikus uurida.</p>			
Märksõnad: globaalne määr, herbivooria, taimestik			

# ABSTRACT

Estonian University of Life Sciences Kreutzwaldi 1, Tartu 51014		Abstract of Bachelor's Thesis	
Author: Darja Jegorenkova		Specialty: Environmental protection	
Title: Herbivory rate on a global scale			
Pages: 35	Figures: 1	Tables: 3	Appendixes: 0
Department: Environmental Protection and Landscape Management Field of research: B270 Plant ecology, B280 Animal ecology Supervisor: Pille Gerhold, <i>PhD</i> Place and date: Tartu 2021			
<p>In the 1990s, Coley and Barone (1996) found that the rate of herbivory is significantly higher in the tropics than in the temperate zone. Their work became the basis for the latitudinal herbivory hypothesis.</p> <p>The aim of this Bachelor's thesis is to study whether there is a latitudinal gradient in herbivory rate in various natural zones. To provide an overview of the herbivory rate, scientific papers were searched in the Google Scholar database using the keywords "latitudinal herbivory", "global herbivory" and "herbivory rate". A distinction was made between those papers that prove the latitude hypothesis of the herbivory rate and those that do not. Based on these data, informational tables were compiled to examine the existence of the gradient among natural zones.</p> <p>In this study, 19 papers were examined, 11 of which confirmed the latitudinal pattern in herbivory rate, whereas 8 papers failed to prove the gradient. In the light of these results, it is clear that the herbivory rate has not yet been fully investigated. The majority of papers on herbivory rate were found in mixed and deciduous forest, subtropical evergreen forest and equatorial forest zones. The results can be probably explained by high species richness in these natural zones. The results also suggest that the global pattern of herbivory rates exists only to a small extent in the Northern Hemisphere.</p> <p>The work also revealed that there are no papers in the Google Scholar database on ice zone, coniferous forest zone, grassland zone and desert zones for the assessment of herbivore rate, which suggests that herbivore rate in these natural zones should be studied in the future.</p>			
Keywords: global rate, herbivory, flora			

# SISUKORD

<b>SISSEJUHATUS</b> .....	5
<b>1. KIRJANDUSE ÜLEVAADE</b> .....	7
1.1 Herbivoorid ja nende seedesüsteem.....	7
1.2 Herbivooria laiuskraadiline hüpotees .....	8
1.3 Taimekaitsega kohanemine.....	9
1.4 Loodusvööndid .....	11
1.4.1 Jäävöönd .....	11
1.4.2 Tundra- ja metsatundravöönd .....	11
1.4.3 Okasmetsavöönd.....	12
1.4.4 Sega- ja lehtmetsavöönd .....	13
1.4.5 Metsastepivöönd .....	13
1.4.6 Rohtlavöönd.....	14
1.4.7 Kõrbevöönd.....	15
1.4.8 Lähistroopilise igihalja metsa vöönd .....	15
1.4.9 Savannivöönd.....	16
1.4.10 Ekvatoriaalse metsa vöönd .....	17
<b>2. MATERJAL JA METOODIKA</b> .....	18
<b>3. TULEMUSED</b> .....	19
3.1 Artiklite analüüs.....	19
3.2 Tulemuste analüüs .....	26
<b>4. ARUTELU JA JÄRELDUSED</b> .....	28
<b>KOKKUVÕTE</b> .....	31
<b>KASUTATUD KIRJANDUS</b> .....	32

## SISSEJUHATUS

Herbivoorid ehk taimtoidulised loomad mängivad suurt rolli Maa ainete ringluses, olles teise lüli tarbijad toiduahelas. Nende keha suurus võib ulatuda pisikestest putukatest kuni suurte imetajateni. Herbivooride keha suurusest sõltuvad ka taimede kogused, mis on neile päeva jooksul vajalikud energia tootmiseks. Taimtoidulised loomad söövad ~10–15% aastas toodetud taimsest biomassist nii looduslikes kui ka inimtekkelistes ökosüsteemides (Pisanu *et al.* 2012). Herbivoorid on looduses üks domineerivamaid biootilisi kooslusi: nad mõjutavad mitte ainult teiste troofiliste tasemete isendeid vaid ka terveid kooslusi (Pisanu *et al.* 2012).

1990ndatel aastatel ilmus “herbivooria laiuskraadiline hüpotees” (*latitudinal herbivory hypothesis*; Coley ja Barone 1996), mis väidab, et herbivooria määr ehk ära söödava taimse materjali suhteline hulk väheneb laiuskraadi suurenedes, see tähendab väiksematelt laiuskraadidelt (st ekvaatorilt) suurematele laiuskraadidele (st poolustele) (Gao *et al.* 2019, Moreira *et al.* 2018). Fossiilsed andmed pakuvad olulisi tõendeid selle kohta, et kattesemnetaimed ja mõned herbivooride rühmad nagu taimi söövad putukad on iidsetest aegadest tugevalt seotud (Gao *et al.* 2019).

Bakalaureusetöö eesmärgiks on uurida, millised organismirühmad söövad taimi ja kas nende poolt ära söödavas taimses massis ehk herbivooria määras on globaalne muster. Eesmärgi saavutamiseks antakse töös ülevaade herbivooriast erinevates loodusvööndites ning üritatakse põhjendada, kas ja miks tekib herbivooria määra laiuskraadiline globaalne muster.

Bakalaureusetöö esimeses peatükis antakse ülevaate töö teemast. Esmalt räägitakse üldiselt herbivooria olemusest. Selles peatükis selgitatakse, kes on herbivoorid ja kuidas töötab nende seedesüsteem. Teises peatükis kirjeldatakse herbivooria laiuskraadilise hüpoteesi olemust. Kolmandas peatükis räägitakse herbivooride kohastumisest taimede füüsilise ja keemilise kaitsega. Neljandas peatükis tutvustatakse loodusvööndite tüüpe ja näidatakse, millised

herbivoorid seal elavad. Bakalaureusetöö teises peatükis on lahti seletatud töö metoodika ning kasutatud materjalid. Tulemuste ja arutelu peatükides on esitatud ning analüüsitud seoseid herbivooride elupaiga ehk loodusvööndite ja herbivooria määra globaalse mustri vahel.

# 1. KIRJANDUSE ÜLEVAADE

## 1.1 Herbivoorid ja nende seedesüsteem

Herbivoor on organism, kes saab oma energia taimede söömisest; nad on esmased tarbijad. Herbivooride hulka võivad kuuluda imetajad, roomajad, putukad ja linnud (Bradford 2016).

Herbivooride seedesüsteem erineb suuresti kiskjate seedesüsteemist. Kiskjatel on tavaliselt ainult üks kõhukamber ja lihtne seedesüsteem. Taimtoidulistel loomadel võib sageli olla mitu kõhukambrit ja palju pikem seedetrakt (Bradford 2016). Herbivooridel on arenenud selline seedesüsteem, mis on võimeline seedima suures koguses taimset materjali. Taimedes on palju kiudaineid ja tärklisi, mis on peamine energiaallikas. Taimed, eriti kõrrelised, on üldiselt toitainevaesed ning sisaldavad palju raskesti seeditavat tselluloosi ja hemitselluloosi (Hirakawa 2008). Taimtoidulised seedivad neid aineid spetsiaalselt väljatöötatud kambris mikroobide kääritamise abil (Hirakawa 2008).

Suurte ja väikeste herbivooride seedesüsteem töötab erinevalt. Väikese ja keskmise suurusega herbivooridel on kaheosaline magu, mille esimeses osas lagundavad spetsiaalsed bakterid taimset materjali. Bakterite poolt lagundatud toit suunatakse tagasi looma suhu teistkordseks mälumiseks (Hirakawa 2008). See on tingitud mastaabiefektist ehk suurusest. Põhiline metaboolne vajadus kehakaalu ühiku kohta on proportsionaalne kehakaalu 0,75 võimsusega kilogrammides (Hirakawa 2008), seega taimtoiduliste seedetrakti võimekus sõltub otseselt keha massist.

## 1.2 Herbivooria laiuskraadiline hüpotees

Peaaegu kolmkümmend aastat tagasi märkasid Coley ja Barone (1996), et herbivooria määr (ingl. k. *herbivory rate*) ehk ärasöödud taimse materjali suhteline hulk koguhulgast on troopikas oluliselt kõrgem kui parasvöötmes. Idee seisnes selles, et troopikas aastaringselt valitsevad soodsad kliimatingimused võimaldavad taimtoidulistel putukatel pidevalt toituda (Andrew ja Hughes 2005). See töö sai herbivooria laiuskraadilise hüpoteesi aluseks (Zhang *et al.* 2016). Sellest uurimusest alates on läbi viidud palju teisi uurimusi; mõned kinnitavad hüpoteesi, mõned lükkavad ümber, seega vaidlused selle teema kohta jätkuvad. Hiljutine analüüs leidis aga, et ainult 37% vastavatest uurimustest toetas herbivooria laiuskraadilist hüpoteesi (Moles *et al.* 2011). Lim *et al.* (2015) leidsid, et herbivooria laiuskraadiline hüpotees peab paika igihaljaste taimeliikide puhul, kuid mitte lühikese lehe elueaga liikide puhul. See uurimus viitab sellele, et hüpotees pole lõplik ja selle tõepärasust tuleks ümber hinnata.

Hüpoteesi testimisel on oluline tugineda standardiseeritud metoodikale, et herbivooria määr mõistagi võrrelda (Adams *et al.* 2009). Kliimaatiliste tegurite rolli herbivooria laiuskraadilise gradiendi tekkimisel ei ole samuti hästi hinnatud (Zhang *et al.* 2016). Nii temperatuur kui ka sademed on seotud laiuskraadiga ja neil on märkimisväärne mõju herbivoori ja taime vastasmõjudele (Coley ja Barone 1996).

Zhang *et al.* (2016) näitasid, et herbivooria määr vähenes laiuskraadi suurenedes, kuid ainult põhjapoolkeral. Seevastu lõunapoolkeral ei muutunud herbivooria määr laiuskraaditi (Kozlov ja Klemola 2017). Arvatakse, et troopilistes piirkondades kasvavad kõrgema kaitsevõimega taimed, kuna kohalikud herbivoorid söövad taimi intensiivsemalt (Moles 2013).



### 1.3 Taimekaitsega kohanemine

Herbivoorid on laialt levinud üle maailma. Taimede ja herbivooride vastasmõjud toimuvad kõigis ökosüsteemides ja pakuvad suurt võimalust viia energiavoog kõrgematele troofilistele tasemetele (Lim *et al.* 2015). Paljud uurimused väidavad, et liikide vastastikune mõju muutub tugevamaks troopikas ning see on suurendanud mitmekesisust määra ja seeläbi troopikaliikide suuremat rikkust (Moreira, *et al.* 2015, Salazar ja Marquis 2012). Uurimustes väidakse, et taimede ja herbivooride vastasmõju korral on väiksemad laiuskraadid seotud herbivooride poolt tekitatud kahjustuste suurenemisega ja taimedel peaks olema seal suurem kaitsevõime kahjurite vastu (Coley ja Aide 1991, Moreira *et al.* 2015). On leitud, et mõnede taimeliikide lehtede kaitse on väiksematel laiuskraadil kasvavate liikide puhul kõrgem (Moreira *et al.* 2015).

Herbivooride poolt tekitatava kahju vähendamiseks on taimedel arenenud kaitsemehhanismid, sealhulgas füüsiline kaitse nagu näiteks okkad ja keemiline kaitse, näiteks sekundaarsed metaboliidid (Stevens 2010). Toitainete tarbimise maksimeerimiseks on vastukaaluks paljudel herbivooridel arenenud kohastumised, mis võimaldavad neil kindlaks teha, millised taimed sisaldavad vähem kaitsvaid ühendeid ja rohkem kvaliteetseid toitaineid (Stevens 2010). Mõnede putukate, näiteks liblikate, jalgadel on keemilised andurid, mis võimaldavad neil taime maitsta enne selle tarbimist (Stevens 2010). Taimtoidulised imetajad kasutavad kibedate ühendite avastamiseks sageli oma teravat lõhnameelt ja eelistavad nooremaid lehti, mis sisaldavad vähem kemikaale (Stevens 2010).

Coley ja Aide (1991) uurisid herbivooriat 23 metsas ja leidsid, et herbivooria aastane määr oli troopilistes metsades oluliselt kõrgem (10,9%) kui parasvöötme metsades (7,5%). Coley ja Barone (1996) jõudsid järeldusele, et lehtede kahjustamise aastane määr oli suurem märjas troopikas (varjutaluvate taimeliikide puhul 11,1%, valguslembeste pioneerliikide puhul 48%, troopilistes kuivades metsades 14,2%) kui parasvöötme laialehistes metsades (7,1%). Nende töö pani aluse paljudele teistele töödele, mis käsitlevad taimede ja loomade vastasmõjusid ja selle mõju sõltuvust laiuskraadist. Kuid autorid hoiatasid, et nende andmed pärinevad väga erinevate meetoditega

tehtud uuringutest ning soovitasid ökoloogidel käsitleda oma tulemusi pigem tööhüpoteesina (Moles *et al.* 2011).

Aeg ja ruum mängivad olulist rolli taime ja putuka vastastikuses koosmõjus. Putukad on programmeeritud taimekaitset ära tundma ja sellele kiiresti reageerima (Bruce 2014). Eriti spetsialistidest putukad peavad leidma taimeliikide hulgast konkreetsed taimeliigid, millel nad saaksid toituda ja paljuneda (Bruce 2014). Seega on nad välja töötanud peenhäälestatud sensoorse süsteemi ja närvisüsteemi taimekaitsemehhanismide tuvastamiseks (Martin *et al.* 2011). Putukate reageerimine taimekaitsemehhanismidele võib olla väga kiire, kuna neil on keeruline süsteem oma väliskeskkonna tajumiseks ja sensoorse sisendi töötlemiseks (Martin *et al.* 2011).

Taimtoidulised putukad on taimede söömiseks kohanenud, samaaegselt on taimed arendanud kaitsesüsteeme herbivooride rünnakute vastu (Bruce 2014). Taimekaitsemehhanismide hulka kuuluvad mürgised või toitumist pärssivad sekundaarsed metaboliidid, mis kujutavad endast suurt takistust herbivooridele ja füüsiline kaitse, näiteks ligniin (Bruce 2014). Need kaitsemehhanismid pakuvad otsest kaitset taimedele toksilise, toitumist pärssiva või herbivoore tõrjuva toime kaudu. Taimne sekundaarne ainevahetus pakub samuti kaudset kaitset, meelitades kahjurite looduslikke vaenlasi (Bruce 2014).

Putukate suukaudsed sekreedid sisaldavad spetsiifilisi valke ja kemikaale, mis on tõenäoliselt arenenud efektoritena, et pärssida taimekaitset, kuid aja jooksul on mõned taimed kohanenud nende ainete äratundmiseks, nii et need võivad põhjustada isegi kaitsereaktsioone. Suukaudne sekretsioon on tõenäoliselt peamine tegur taimtoiduliste putukaliikide, eriti lehetäide, toidutaimervaliku piiramisel. Putukate suukaudsed sekreedid hõlmavad süljeensüüme, peptiide ja rasvhapete konjugaate, mis võivad vallandada taimekaitse reaktsioone, kuid pärssivad ka kaitset sõltuvalt sellest, kas taim või putukas on evolutsioonis ees (Bruce 2014).

## **1.4 Loodusvööndid**

### **1.4.1 Jäävöönd**

Jäävöönd asub ümber pooluste lõuna- ja põhjapoolkeral. Maapind on terve aasta jooksul kaetud jääga, mis põhjustab peaaegu täielikku taimkatte puudumist (Kont *et al.* 2012). Sademeid on vähe ja neid esineb talvel lumesajuna (Mohita 2021). Ajutiselt sulanud kohtades kasvavad mikroseedid ja vetikad (Kont *et al.* 2012).

Jäävööndis on väga liigivaene loomastik, mille põhjuseks on taimkatte puudumine (Kont *et al.* 2012). Loomadest elavad seal peaaegu ainult kiskjad, kes toituvad mereandidest. Herbivoore jäävööndis ei ole, võib esile tõsta ainult kalu ja vaalu (*Balaenopteridae*), keda võib pidada omnivoorideks, kuna nad tarbivad nii füto- kui ka zooplanktonit.

### **1.4.2 Tundra- ja metsatundravöönd**

Tundravöönd asub lähisarktilises kliimavöötmes. Tundravöönd esineb ainult põhjapoolkeral, kuna lõunapoolkeral ei ole sellel laiuskraadil maismaad. Tundra- ja metsatundravööndites on pikad külmad talved ja lühikesed jahedad suved (Mohita 2021). Suvel sulab igikeltsa ülemine kiht ära, sellepärast on maapind igal pool märg (Kont *et al.* 2012).

Tundra taimestik ei ole väga liigirikas, kuna kasvuperiood on lühike. Taimed õitsevad ja viljuvad kiiresti (Kont *et al.* 2012). Kasvavad peamiselt samblad ja samblikud, puhmastaimed, rohttaimed ja põõsad.

Tundravööndis elab püsivalt vähe loomaliike, sest paljud loomad migreeruvad talveks metsatundravööndisse toidu saamiseks. Herbivooridest elavad tundras põhjapõdrad (*Rangifer tarandus*), muskusveised (*Ovibos moschatus*), valgejäneseid (*Lepus timidus*) ja lemmingud (*Lemmus*), kes toituvad samblikest, põõsastest ja rohunditest.

Metsatundravööndis kasvavad peamiselt okaspuud ja lehtpuud (Koola poolsaarel) (Kont *et al.* 2012).

Tundra ja metsatundra loomastik on suhteliselt sarnane. Metsatundravööndis elavad samuti põhjapõdrad (*Rangifer tarandus*), valgejäneseid (*Lepus timidus*) ja lemmingud (*Lemmus*).

### 1.4.3 Okasmetsavöönd

Okasmetsavöönd ehk taiga on kõige levinum loodusvöönd, mis on levinud peamiselt põhjapoolkeral. Loodusvöönd hõlmab suurema osa Kanadast ja Venemaast. Okasmetsavööndi kliima on külm ja niiske. Vööndis on lühike soe suvi ja pikk külm talv (Mohita 2021). Loodusvööndile on iseloomulikud sood, mis tekivad järvede kinnikasvamisel või nõgude soostumisel (Kont *et al.* 2012).

Okasmetsavööndi taimestikku iseloomustab peaaegu täielik alusmetsa puudumine. Okasmetsavööndis kasvavad männid (*Pinus sylvestris*), kuused (*Picea abies*), euroopa lehised (*Larix decidua*), seederännid (*Pinus sibirica*) jne. Loomastik on liigivaene. Loodusvööndi piires on palju kiskjaid ja rändlinde, kes toituvad putukatest. Taimetoidulistest loomadest võib eristada närilisi näiteks nagu kopraid (*Castor*), vööravaid (*Tamias striatus*), kabiloomi (nt põdrad (*Alces alces*), metskitsed (*Capreolus capreolus*)) ja käbide seemnetest toituvaid linde (Kont *et al.* 2012).

#### 1.4.4 Sega- ja lehtmetsavöönd

Sega- ja lehtmetsavöönd levib peamiselt Euroopas, Põhja-Ameerikas ja Hiinas. Euroopa lehtmetsad on liigivaesemad kui Põhja-Ameerika või Aasia metsad, kuna nad tekkisid alles pärast viimast jääaega (Kont *et al.* 2012). Sega- ja lehtmetsavööndis puhuvad aastaringselt läänetuuled (Mohita 2021). Vihmasajud on tsüklilised ja esinevad kogu aasta jooksul (Mohita 2021). Loodusvööndis on väga toitaineterikkad mullad. Samuti on sega- ja lehtmetsavöönd rikas maavarade poolest (Mohita 2021).

Lehtmetsad on liigirikkad – taimed kasvavad rinnetena (sammaltaimed, rohttaimed, põõsad, madalamad puud ja kõrgemad puud) (Kont *et al.* 2012). Segametsa aladel kasvavad ka okasmetsad.

Kuna kiskjaid on intensiivse küttimise tõttu väheks jäänud, elab alal rohkem omni- ja herbivoore (Kont *et al.* 2012). Herbivooridest võib esile tõsta punahirve (*Cervus elaphus*), piisonit (*Bison bonasus*) ning seemnetest ja pähklitest toituvaid linde.

#### 1.4.5 Metsastepivöönd

Metsastepivöönd asub ainult põhjapoolkeral Euraasias, Aasias ja Põhja-Ameerikas. Metsastepivööndis on tavaliselt külmad lumerikkad talved ja soojad niisked suved (Mohita 2021).

Taimestik koosneb segametsale ehk nii leht- kui ka okasmetsadele iseloomulikest liikidest (Mohita 2021). Euroopa alal kasvab pärn (*Tilia cordata*), tamm (*Quercus robur*) ja saar (*Fraxinus excelsior*), Siberis kask (*Betula*), haab (*Populus tremula*), lehis (*Larix*) ja mänd (*Pinus sylvestris*), Hiinas tamm (*Quercus robur*) ja teised laialehised puuliigid. Põhja-Ameerikas on levinud kask

(*Betula*), haab (*Populus tremula*), tamm (*Quercus robur*) ja hickoripuu (*Carya*), palju kõrrelisi (*Poaceae*) ja rohundeid (Kont *et al.* 2012).

Loomastik on suhteliselt liigirikas, kuna metsasteppides elutsevad nii metsale kui ka rohtlale tüüpilised loomad. Euroopa metsastepis elavad herbivooridest orav (*Sciurus vulgaris*), halljänes (*Lepus europaeus*), mõnikord põder (*Alces alces*) ja rohtla loomadest suslik (*Spermophilus*). Ameerikas ja Siberi alal on kõige rohkem närilisi ja jäneseid (Kont *et al.* 2012).

#### **1.4.6 Rohtlavöönd**

Rohtlavöönd asub sisemaal ja seetõttu on seal vähe sademeid (Mohita 2021). Suved on tavaliselt väga kuumad ja talved väga külmad (Mohita 2021). Rohtlavöönd hõlmab nii parasvöötme rohtlaid kui ka lõunapoolkeral paiknevaid pampat, ljaanot ja kampot (Kont *et al.* 2012). Rohtlavööndis on väga viljakad mullad, kuna seal on paks huumuse kiht (Kont *et al.* 2012, Mohita 2021).

Väheste sademete ja külma talve tõttu puud üldiselt puuduvad (Mohita 2021). Taimedest kasvavad rohtlavööndis peamiselt kõrrelised ja rohunid; samuti leidub palju inimtekkelisi teraviljapõlde. Loomastik on liigivaene, kuna toiduvalik on piiratud; metsloomadest elutsevad peamiselt esinevad närilised. Inimesed tegelevad aktiivselt karjapidamisega (Kont *et al.* 2012).

#### 1.4.7 Kõrbevöönd

Kõrbevöönd asub lähistroopilises ja troopilises kliimavööndis. Kõrbevööndi kliima on väga kuum ja kuiv, sademeid peaaegu ei ole. Aastane sademete hulk on tavaliselt alla 25 cm (Mohita 2021).

Kuivuse tõttu on kõrbevööndi taimeistik väga vaene. Taimestik koosneb nendest taimeliikidest, mis on kohanenud põuaga (Mohita 2021). Taimedel on suur, haruline ja sügavale ulatuv juurestik ning lühike eluiga (Kont *et al.* 2012). Peamised taimed on põõsad ja puhmad. Taimede lehed on tihti asendunud okastega. Kõige tüüpilisemad taimed on palmid (*Arecaceae*), kaktused (*Cactaceae*) ja aaloed (*Aloe*) (Kont *et al.* 2012).

Paljud kohalikud loomad eelistavad öiset eluviisi, kuna öösel on madalamad temperatuurid. Kõige levinumad herbivoorid on taimtoidulised kilpkonnad (*Testudo*), vöötoravad (*Tamias striatus*) ja kaamelid (*Camelus*) (Kont *et al.* 2012).

#### 1.4.8 Lähistroopilise igihalja metsa vöönd

Lähistroopilise igihalja metsa vööndi osades nagu Indias, Kagu-Aasias, Lääne-Aafrikas ja Põhja-Austraalias on mussoonkliima, kus suvel sajab peaaegu iga päev paduvihma ja tekivad üleujutused, aga talvel valitseb põud (Mohita 2021). Sademed on mõõdukad, välja arvatud rannikualadel ja mägistel aladel.

Soojuse ja sademete kombinatsioon suvel soodustab taimede kasvu. Taimestik koosneb troopilistest metsadest, mis on vähem tihedad kui ekvatoriaalmetsad. Kõige populaarsemad ja väärtuslikumad taimed on tiik (*Tectona grandis*), bambus (*Bambuseae*) ja mahagon (*Mahogany*) (Mohita 2021).

Loomastik on liigirikas. Paljud loomad elavad puudel, kuid elu metsaalusel on mitmekesisem. Kõik loomad on kohanenud kuivaperioodiga. Taimtoidulistest loomadest elavad vööndis leemurid (*Lemur*), gibbonid (*Hylobatidae*), gaurid (*Bos gaurus*) ja taapirid (*Tapiridae*).

#### 1.4.9 Savannivöönd

Savannivöönd asub lähisekvatoriaalses kliimavöötmes, peamiselt Aafrikas, Austraalias, Lõuna-Ameerikas, Mehhikos ja Indoneesias. Suvel sajab savannivöötmes paduvihmad ning talvel puhub kuiv tuul, mis põhjustab põuda (Mohita 2021). Savannid on rohttaimedega kaetud tasandikud, kus võivad kasvada üksikud puud. Savannides kasvavad peamiselt rohttaimed, kuna nad ei vaja palju vett ja taluvad kuivust (Kont *et al.* 2012).

Tüüpiline taimestik on umbes 3 meetri kõrguseks kasvavad kõrrelised (Mohita 2021). Taimede juured on harulised ja ulatuvad sügavale (Kont *et al.* 2012). Levinud taimed on akaatsia (*Acacia*) ja palmid (*Arecáceae*).

Loomastik on liigirikas, seal on palju taimetoidulisi. Nii herbivoorid kui ka kiskjad eelistavad elada karjades (Kont *et al.* 2012). Savannivöötmes leidub antiloope (*Bovidae*), ninasarvikuid (*Rhinocerotidae*), kaelkirjakuid (*Giraffa camelopardalis*), hirvesid (*Cervus*) (Lõuna-Ameerikas) ja koalasid (*Phascolarctos cinereus*) (Austraalias).



#### 1.4.10 Ekvatoriaalse metsa vöönd

Ekvatoriaalse metsa vöönd asub ekvatoriaalses kliimavööndis. Ekvatoriaalsete vihmametsade vööndis valitseb aastaringselt ühesugune soe ja niiske kliima (Mohita 2021). Ekvatoriaalsed vihmametsad hõlmavad 17% kogu maismaa pindalast ning seal kasvab 90% maailma taimeliikidest (Kont *et al.* 2012). Kõrge temperatuuri ja õhuniiskuse kombinatsioon muudab kliima taimestiku kasvu jaoks väga soodsaks (Mohita 2021).

Taimestik koosneb tihedatest kõrgetest ekvatoriaalsetest metsadest, mis sisaldavad erinevaid liike (Mohita 2021). Taimedel on suured õied, et meelitada võimalikult palju tolmeldajaid (Kont *et al.* 2012). Taimedest kasvavad vihmametsades roosipuud (*Dalbergia*), kautšukipuud (*Hevea brasiliensis*), orhideed (*Orchidaceae*), bambus (*Bambuseae*), kakaopuud (*Theobroma cacao*) jne.

Loomastik on samamoodi liigirikas. Ekvatoriaalsed vihmametsad pakuvad loomade eluks väga erinevaid tingimusi. Kuna loomadel on maapinnal vähe süüa, elavad nad enamasti puude otsas (Kont *et al.* 2012). Herbivooridest elavad ekvatoriaalse metsa vööndis okaapid (*Okapia johnstoni*), ninasarvikud (*Rhinocerotidae*), elevandid (*Elephantidae*), šimpansid (*Pan troglodytes*), ahvid (*Haplorhini*), gorillad (*Gorilla*), orangutanid (*Pongo*) ja väga palju erinevaid putukaid.

## 2. MATERJAL JA METOODIKA

Käesoleva bakalaureusetöö eesmärgiks oli uurida, milline on herbivooria määr erinevates loodusvööndites ja kas selles on laiuskraadiline muster. Eesmärgi saavutamiseks antakse töös ülevaade herbivooride rühmadest erinevates loodusvööndites ning uuritakse teemat käsitlevaid artikleid. Käesoleva bakalaureusetöö puhul on tegemist ülevaateuurimusega. Bakalaureusetöö keskendub valitud teema olemuse uurimisele, kasutades teoreetilist uurimismeetodit.

Herbivooria määr laiuskraadilisest hüpoteesist ülevaate andmiseks kasutati töös erinevaid kirjandusallikaid. Kogupildi saamiseks koguti andmeid internetist, andmebaasist Google Scholar märksõnadega “*latitudinal herbivory*”, “*global herbivory*” ning “*herbivory rate*”. Märksõnu kombineeriti *Boole*’i loogikaoperaatoritega AND ja OR. Otsingu tulemustest valiti välja teemakohased artikleid.

Kõikide uuritud allikate seast eristati need, mis tõestavad herbivooria määr laiuskraadilist hüpoteesi ja need, mis ei tõesta. Nende allikate põhjal tehti tabelid, mille abil uuriti, millistes loodusvööndites uurimused tehti ja milliseid herbivooride liike ja toidutaimede liike uuriti. Saadud tabelite põhjal tehti tulpdiaagramm, mille abil analüüsiti herbivooria määr laiuskraadilise gradiendi leidmist loodusvööndites. Tulpdiaagrammi koostamiseks kasutati Microsoft Excel tabelarvutus- ja tabeltöötlusprogrammi.

### 3. TULEMUSED

#### 3.1 Artiklite analüüs

Esimeses tabelis (Tabel 1) on kajastatud need artiklid, mis kinnitasid herbivooria määra laiuskraadilist hüpoteesi ja teises tabelis (Tabel 2) on kajastatud artiklid, mis lükkasid hüpoteesi ümber.

Kozlov *et al.* (2015) uurisid puittaimi Arktika tundras ja Venemaa subarktilistes metsades. Nad leidsid, et tundravöötme taimtoidulised putukad tarbisid puittaimede lehestiku biomassi ainult 0,56%, mis oli palju madalam kui lähedal asuvas metsatundravööndis (4,34%). Puittaimede lehestiku herbivooria määra järsk langus subarktiliste metsade ja tundra vahel (4,34–0,56%) toetab herbivooria määra laiuskraadilist hüpoteesi.

Zvereva *et al.* (2020) mõõtsid taimtoiduliste putukate herbivooria määra seitsmel puittaimeliigil ja hindasid aastast lehtede biomassi. Seitsme taimeliigi keskmine herbivooria määr vähenes laiuskraadiga, seda eriti lehtpuudel, sest lehtpuudel on lehepinna kadu suurem kui okaspuudel. Need tulemused viivad järelduseni, et herbivooria määra laiuskraadiline hüpotees võiks vähemalt põhjapoolkeral saada globaalses plaanis paremat tuge.

Pennings ja Zimmer (2007) leidsid, et suurte laiuskraadide taimed on taimtoidulistele maitsumamad kui väikeste laiuskraadide taimed. Samas on väikeste laiuskraadide taimed suurema surve all suurema herbivooria tõttu kui suurte laiuskraadide taimed. Nad viisid läbi toitumiskatseid, kasutades nii kohalikke kui ka mitte-kohalikke herbivoore ja dokumenteerisid taimtoiduliste kahjustuste mustrid. Autorid järeldasid, et laiuskraadilised gradiendid herbivooria määras ja

taimede maitseomadustes võivad olla üldine nähtus ja nad võivad aidata kaasa laguprotsesside laiuskraadilisele gradiendile.

Moreira *et al.* (2018) uurisid pikaajalise puuliigi, inglise tamme *Quercus robur* lehtede keemilise kaitse ja toitainete väärtusesuhet. Lisaks uuriti sellise varieerumisega seotud kliima- ja mullategureid. Laiuskraadi ja herbivooria vahel oli negatiivne seos (väiksematel laiuskraadidel asuvatel tammepopulatsioonidel oli suurem herbivooria määr), kuid lehtede keemilise kaitse ja laiuskraadi vahel oli positiivne seos (suuremate laiuskraadide tammepopulatsioonid olid paremini kaitstud). See uurimus viitab sellele, et abiootilised tegurid kujundavad taimede kaitsemehhanismide laiuskraadilist varieerumist ja et need kaitsemehhanismid on omakorda aluseks herbivooria määra laiuskraadilisele varieerumisele.

Garibaldi *et al.* (2010) uurisid lehtede kahjustuste seost laiuskraadiga 47 uurimisalal. Uuriti temperatuuri ja sademete seost lehekahjustustega, herbivooride tihedust ja lehtede tunnuseid. Tulemuseks saadi, et lehekahjustused vähenesid laiuskraadiga.

Pennings *et al.* (2001) võrdlesid 10 soolasoo taime (seitsmest põhja- ja kaheksast lõunaranniku soolasoost), testides laborikatses 13 herbivoori liigi otsesid valikuid põhja- ja lõunaranniku taimeliikide vahel. Uurimuses leiti, et herbivoorid eelistavad põhjapoolseid taimi. Tulemused tõestavad taimede maitseomaduste laiuskraadilist gradienti. Need tulemused ilmnesh sõltumata katse geograafilisest asukohast, herbivoori liigist, taimede kogumise aastast või aastaajast.

Zhang *et al.* (2010) hindasid sügisel värskest metsaalusele langenud lehtpuude lehtedes lehtede eluea jooksul toimunud herbivooride kahjustusi protsentides lehepinna kohta, kasutades skanneriga ühendatud tarkvara. Lehepinna kahjustuse protsendid näitavad, et Põhja-Ameerika idaosa väiksematel laiuskraadidel ehk soojemal aladel on kahjustusi oluliselt rohkem kui suurte laiuskraadidel. Laiuskraadilised tulemused võivad viidata sellele, et parasvöötme soojemas kliimas on biootilised interaktsioonid tõepoolest olulisemad kui parasvöötme jahedas kliimas.

Adams ja Zhang (2009) viisid läbi uurimuse nelja laialt levinud puuliigi – valge tamm (*Quercus alba*), punane vaher (*Acer rubrum*), ameerika pöök (*Fagus grandifolia*) ja ameerika ambrapuu (*Liquidambar styraciflua*) – metsaseri asustavate populatsioonide kohta 28° ja 45° laiuskraadi vahel Põhja-Ameerikas. Nad kogusid proove varasuvistest lehtedest (12 nädalat pärast pungade

puhkemist) igal laiuskraadil 2 aasta jooksul. Kõigi nelja liigi lehepinna kahjustuse protsent mõlemal aastal näitas märkimisväärtset laiuskraadilist trendi, kusjuures vähem kahjustusi oli väiksematel laiuskraadidel. Nelja uuritud liigi seas näitas kahe aasta vahel olulist erinevust ainult punane vaher. Seoses aasta keskmise temperatuuri tõusuga näitas punane vaher lehestiku biomassi märkimisväärtset vähenevat trendi.

Morrow ja Fox (1989) hindasid Põhja-Ameerika lääneosas ja Austraalias kogutud proovide põhjal taimtoiduliste putukate kahjustusi laialehistel igihaljastel puudel. Neid andmeid kasutati selleks, et teha kindlaks, kas praegune putukakahjustuste tase Austraalia eukalüptidel võrreldes Põhja-Ameerika võrreldavate sarnase elupaiga- ja lehetüübiga puudega on nende ökosüsteemide loomulik omadus või on hiljutiste inimhäiringute tagajärg. Uurimisel tuvastati lõunapoolkera (Austraalia) liikidel rohkem kahjustusi kui põhjapoolkera (Põhja-Ameerika) liikidel.

Gao *et al.* (2016) jõudsid järelduseni, et herbivooria globaalne muster esineb ainult põhjapoolkeral. Uurimuses leiti tugevam mõju herbivooridel suurematel laiuskraadidel põhjapoolkeral ja kogu maailmas. Lõunapoolkeral gradienti ei leitud. Lisaks abiootilistele teguritele erineb taimtoiduliste tundlikkus kliimamuutujate suhtes ning lõunapoolkeral võivad biotilised tegurid mängida olulisemat rolli. Taime-herbivoori vastasmõjud olid kõige tugevamad põhjapoolkera niisketes metsades (ekvatoriaalses metsavööndis). Lõunapoolkeral olid taime ja taimtoiduliste vastasmõjud kõige tugevamad subtroopilistes või troopilistes metsades (ekvatoriaalse metsa- ja savannivööndites).

Moreira *et al.* (2015) uurimuses leiti, et üldiselt oli ühe ruellia perekonna liigi (*Ruellia nudiflora*) seemnete tarbimine kõige põhjapoolsemas populatsioonis 2,7 korda suurem kui lõunapoolseimas populatsioonis. Regressioonanalüüs näitas, et laiuskraad ja temperatuur olid marginaalselt, kuid oluliselt seotud *Ruellia nudiflora* populatsioonide seemnete tarbimisega. Täpsemalt leiti, et suurematelt laiuskraadidelt ja külmematest piirkondadest pärit *Ruellia nudiflora* populatsioonides oli seemnete söömise määr suurem. Lehekahjustused oli aga kõige lõunapoolsemas populatsioonis 1,8 korda suuremad kui põhjapoolseimas populatsioonis. Selles uuringus leiti kontrastsed laiuskraadilised mustrid *Ruellia nudiflora*'ga seotud seemnetoiduliste ja lehetoiduliste herbivooride vahel. Tänu *Ruellia nudiflora* leviku suurele ulatusele suudeti näidata, et taime-herbivoori vastasmõju laiuskraadiline gradient sõltub nii kliimast kui ka herbivoori identiteedist.

**Tabel 1.** Töös kasutatud artiklid, milles leiti laiuskraadiline herbivooria määra muster.

Loodusvöönd	Herbivoori liik	Toidutaime liik	Artikkel
Tundra- ja metsatundravöönd	Putukherbivoorid	Puittaimed	Kozlov <i>et al.</i> 2015
Sega- ja lehtmetsavöönd	Putukherbivoorid	<i>Pinus sylvestris</i> , <i>Picea abies</i> , <i>Betula pubescens</i> , <i>B. pendula</i> , <i>Populus tremula</i> , <i>Salix caprea</i>	Zvereva <i>et al.</i> 2020
Sega- ja lehtmetsavöönd	Kohalikud ja mitte-kohalikud putukherbivoorid	<i>Atriplex</i> , <i>Juncus</i> , <i>Limonium</i> , <i>Salicornia</i> , <i>Spartina</i> . <i>Suaeda</i>	Pennings ja Zimmer 2007
Sega- ja lehtmetsavöönd	Putukherbivoorid	<i>Quercus robur</i>	Moreira <i>et al.</i> 2018
Metsastepp	Putukherbivoorid	<i>Nothofagus pumilio</i>	Garibaldi <i>et al.</i> 2010
Lähistroopilise igihalja metsa vöönd	Mardikad, rohutirtsud, koivastsed, jt.	Sootaimes	Pennings <i>et al.</i> 2001
Lähistroopilise igihalja metsa vöönd	Lehesööjad	<i>Acer rubrum</i> , <i>Fagus grandifolia</i> , <i>Quercus alba</i> , <i>Q. rubra</i> , <i>Q. coccinea</i> , <i>Q. falcata</i> , <i>Oxydendron sp.</i>	Zhang <i>et al.</i> 2010
Lähistroopilise igihalja metsa vöönd	Putukherbivoorid	<i>Quercus alba</i> , <i>Acer rubrum</i> , <i>Fagus grandifolia</i> , <i>Liquidambar styraciflua</i>	Adams ja Zhang 2009

Tabeli 1 järg.

Savannivöönd	Putukherbivoorid	<i>Eucalyptus</i> , <i>Castanopsis</i> , <i>Lithocarpus</i> , <i>Quercus</i>	Morrow ja Fox 1989
Evkatoriaalse metsa vöönd	Lehesööjad	Puitunud ja puitumata taimed	Gao <i>et al.</i> 2016
Ekvatoriaalse metsa vöönd	Putukherbivoorid	<i>Ruellia nudiflora</i> lehtedel (seemnetel mitte)	Moreira <i>et al.</i> 2015

Barrio *et al.* (2017) hindasid selgrootute taimtoiduliste herbivooria intensiivsust tavalisel tundrataimel *Betula glandulosa-nana* ning uurisid selle seost laiuskraadi ja kliimaga kogu tundra bioomis. Tulemused näitavad, et selgrootute taimtoiduliste herbivooria esineb kogu tundra bioomis peaaegu kõikjal, kuid väikese intensiivsusega. Nii selgrootute herbivooria tunnustega lehtede kahjustuse protsent kui ka kahjustatud lehtede kogu pindala protsent olid positiivselt seotud juuli temperatuuri ja sademetega, kuid laiuskraadiga ei olnud mingit seost.

Kozlov (2008) uuris putukate poolt sookasele (*Betula pubescens*) ja arukasele (*Betula pendula*) tekitatud lehestiku kahjustuste geograafilist varieerumist Põhja- ja Kesk-Euroopas. Suuremad lehekaod Lõuna-Fennoskandias tulenesid peamiselt kahjustatud lehtede osakaalu suurenemisest, samas kui keskmine tarbimine kahjustatud lehtede kohta kasvas vaid vähesel määral. Saadud tulemused viitavad sellele, et putukate poolt põhjapoolsetele kasemetsadele tekitatud kahjustused kahekordistuvad eeldatava kliima soojenemisega, samas kui lõunapoolsetes piirkondades võivad kliimamuutuste mõjud putukate poolt põhjustatud kaselehtede kadudele olla väikesed või isegi tähtsusetud.

Adams *et al.* (2009) uurisid herbivooria määra ja taimekaitseainete tanniinide laiuskraadilisi gradiente nelja tavalise Põhja-Ameerika puuliigi puhul. Võrdlused hõlmasid 15° laiuskraadil kasvavat punast vahtrat (*Acer rubrum*), ameerika pööki (*Fagus grandifolia*) ja valget tamme (*Quercus alba*) ning 10 ° laiuskraadil kasvavat ameerika ambrapuud (*Liquidambar styraciflua*). Proovid võeti metsaservade päikeselehtedest fenoloogiliselt samadel aastaaegadel. Tulemused näitasid märkimisväärsed erinevusi populatsioonide vahel, sealhulgas sarnastel laiuskraadidel

asetsevate populatsioonide vahel, kuid ühelgi neljal liigil ei olnud herbivooria määras ega taimede tanniinide sisalduses olulist laiuskraadilist gradienti.

Adams *et al.* (2009) viisid läbi uurimuse, kus nad võtsid 125 proovi Põhja-Ameerika idaosast ja 75 proovi Malaisiast ja Singapurist. Proove võeti nii primaarsetest kui ka sekundaarsetest metsadest. Herbivooride kahjustusi puulehtede eluea jooksul hinnati hiljuti metsaalusele langenud ja hävimata lehtede kahjustatud pindala järgi, kasutades skanneriga tarkvara. Tulemused näitasid, et troopilises metsas on herbivooria määr oluliselt kõrgem (5,82%) kui parasvöötmes (5,48%). Siiski oli troopikas lehekahjustuste intensiivsus vaid vähesel määral parasvöötmetest kõrgem.

Andrew ja Hughes (2005) hindasid sirpja akaatsia (*Acacia falcata*) herbivooria määrapiki laiuskraadi Austraalia rannikul (1150 km). Nad ei leidnud olulist laiuskraadilist erinevust herbivooria määras. Täiskasvanud lehtedel oli herbivooria määr suurem võrreldes noorte lehtedega ja lehekaevurite (*leaf miners*) herbivooria oli kõige troopilisematest laiuskraadidest pärit täiskasvanud lehtede puhul suurem.

Andrew ja Hughes (2007) viisid läbi siirdamiskatse, et uurida taimeliigi võimalikku koloniseerimist taimtoiduliste putukate poolt soojemas kliimas. Neljalt laiuskraadilt kogutud sirpja akaatsia (*Acacia falcata*) seemet kasvatati kasvuhuones sama mullatüübi ja kliimatingimuste juures. Seejärel siirdati taimed kahele uurimisalale 280 km põhja poole sirpja akaatsia praegusest levilast; siirdamiskohad olid liigi praeguse levila põhjapoolseimatest ja lõunapoolseimatest piiridest vastavalt 1,2° ja 5,5° C soojemad. Herbivooride koosluse struktuur ei erinenud oluliselt siirdatud ja taime loodusliku levila vahel, samuti ei erinenud herbivooria määr .

Salazar ja Marquiz (2012) uurisid laiuskraadilist gradienti Mehhikost Boliiviani, et kvantifitseerida pipra (*Piper*) perekonnas laialt levinud ja liblikaröövikute poolt tekitatud lehtede herbivooriat. Nad tahtsid tõestada, et nii liblikaröövikute arvukus kui ka liigirikkus on suuremad ekvaatoril ja vähenevad laiuskraadi suurenemisega nii põhja kui ka lõuna suunas. Sellised tulemused ka saadi. Vastupidiselt ootustele oli aga liblikaröövikute mitmekesisuse suurenemine tingitud laia toiduvalikuga (generalistid) ja mitte kitsa toiduvalikuga (spetsialistid) liikide osakaalu suurenemisest. Lõpuks ja jällegi vastupidiselt ootustele ei põhjustanud liblikaröövikute arvukuse suurenemine väiksematel laiuskraadidel suuremaid lehekahjustusi. Autorid järeldavad, et



herbivooride arvukuse ja liigirikkuse suurenemine, ent herbivooria määra mitte suurenemine väikestel laiuskraadidel viitab tõhusamatele taimekaitsemehhanismidele troopikas.

Just *et al.* (2019) uurisid, kuidas linnastumise, laiuskraadilise soojenemise ja putukate arvukuse vastastikune mõju mõjutab linnapuude tervist. Mõju hindamiseks uurisid nad taimtoiduliste putukate arvukust punasel vahtral (*Acer rubrum*) kaheksas USA linnas. Nad hindasid linnastumist kahel määral: kohalikku, mis arvestas otseseid mõjusid üksikule puule, ja suuremat, mis hõlmas ümbritsevat linnamaastikku. Nad leidsid, et linnapuude tervis ei varieerunud laiuskraadiga, kuid seda ennustas kõige paremini kohalik linnastumine ja herbivooride arvukus. Laiuskraadiline gradient puudus ehk väiksematel laiuskraadidel asuvates linnades ei tuvastatud herbivooride arvukuste suurenemist. Suurim herbivooride arvukus oli hoopis keskmistel laiuskraadidel. Autorid järeldavad, et vähemalt linnaökoloogias ei kehti alati baasökoloogilised seaduspärad.

**Tabel 2.** Töös kasutatud artiklid, milles ei leitud laiuskraadilist herbivooria määra mustrit.

Loodusvöönd	Hervivoori liik	Toidutaime liik	Artikkel
Tundra- ja metsatundravöönd	Putukherbivoorid	<i>Betula glandulosa-nana</i>	Barrio <i>et al.</i> 2017
Sega- ja lehtmetsavöönd	Putukherbivoorid	<i>Betula pubescens</i> , <i>B. pendula</i>	Kozlov 2008
Metsastepivöönd	Putukherbivoorid	<i>Acer rubrum</i> , <i>Fagus grandifolia</i> , <i>Quercus alba</i> , <i>Liquidambar styraciflua</i>	Adams <i>et al.</i> 2008
Lähistroopilise igihalja metsa vöönd	Putukherbivoorid	Lehtpuud	Adams <i>et al.</i> 2009
Savannivöönd	Lehesööjad	<i>Acacia falcata</i>	Andrew ja Huges 2005
Savannivöönd	Putukherbivoorid	<i>Acacia falcata</i>	Andrew ja Huges 2007

Tabeli 2 järg.

Ekvatoriaalse metsa vöönd	Liblikaliste vastsed	<i>Piper aduncum, P. aequale</i>	Salazar ja Marquiz 2012
Ekvatoriaalse metsa vöönd	Putukherbivoorid	<i>Acer rubrum</i>	Just <i>et al.</i> 2019

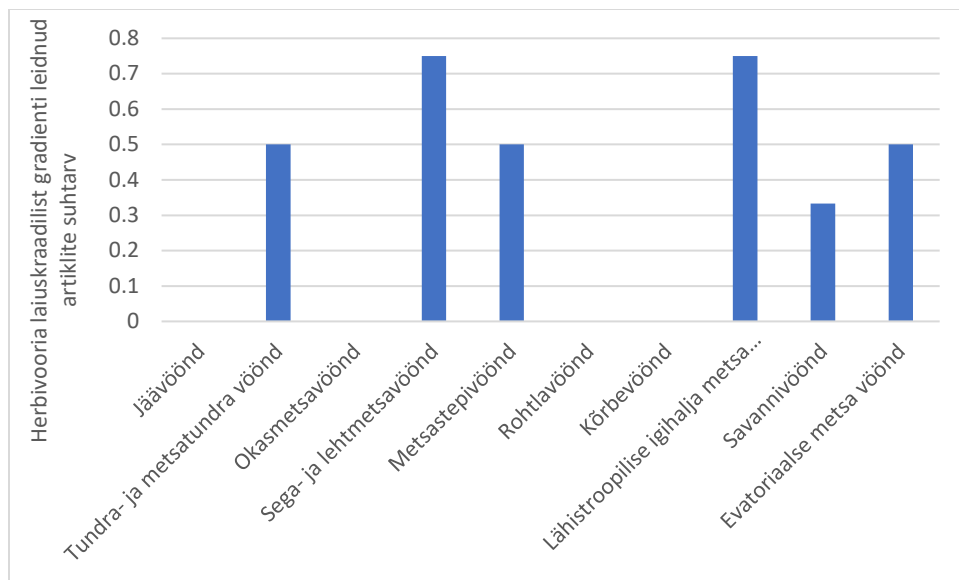
### 3.2 Tulemuste analüüs

Käesolevas töös uuriti 19 artiklit, millest 11 kinnitasid, et herbivooria määra laiuskraadiline muster eksisteerib (Tabel 1), 8 artiklis ei õnnestunud gradiendi tõestada (Tabel 2). Nende allikate põhjal koostati tabel, mis näitab, mitu artiklit kõikidest uuritud artiklitest iga loodusvööndi kohta kinnitab herbivooria määra laiuskraadilist mustrit (Tabel 3).

**Tabel 3.** Töös uuritud artiklite arv herbivooria määra laiuskraadilise gradiendi kohta loodusvöönditi (`artiklite koguarv` = 19), laiuskraadilise gradiendi leidnud artiklite arv (`positiivne tulemus` = 11) ja laiuskraadilise gradiendi leidnud artiklite suhtarv artiklite koguarvu suhtes (`herbivooria laiuskraadilist gradienti leidnud artiklite suhtarv`).

Loodusvöönd	Jäävöönd	Tundra- ja metsatundra vöönd	Okasmetsa- vöönd	Sega- ja lehtmetsa- vöönd	Metsastepi- vöönd	Rohtla- vöönd	Kõrbe- vöönd	Lähistroopilise igihalja metsa vöönd	Savanni- vöönd	Evatoriaalse metsa vöönd
Positiivne tulemus	0	1	0	3	1	0	0	3	1	2
Artiklite koguarv	0	2	0	4	2	0	0	4	3	4
Herbivooria laiuskraadilist gradienti leidnud artiklite suhtarv	0	0.5	0	0.75	0.5	0	0	0.75	0.3	0.5

Koostati ka tulpdiagramm, mis näitab herbivooria määra laiuskraadilise gradiendi leidnud artiklite suhtarvu uuritud artiklite koguarvust loodusvöönditi (Joonis 1).



**Joonis 1.** Herbivooria määra laiuskraadilist gradienti leidnud artiklite suhtarv uuritud artiklite koguarvust loodusvöönditi.

## 4. ARUTELU JA JÄRELDUSED

Herbivoorid ehk taimtoidulised loomad mängivad suurt rolli Maa ainete ringluses (Pisanu *et al.* 2012). Herbivoorid esinevad peaaegu kõikides loodusvööndites. Käesoleva uurimustöö tulemuste valguses on selge, et herbivooria määr ei ole veel lõpuni uuritud, sest tööde tulemused ja järeldused on erinevad. Kuigi bakalaureusetöö kirjutamisel leiti informatsiooni suurema osa loodusvööndite kohta, puuduvad kahjuks mõnedest loodusvöönditest siiani andmed.

Käesolevas töös leiti kõige rohkem artikleid herbivooria määra kohta sega- ja lehtmetsa, lähistroopilise igihalja metsa ja ekvatoriaalse metsa vöönditest (Tabel 3). See pole üllatav, sest kõik need loodusvööndid on väga liigirikkad nii taime- kui ka loomastiku poolest (Kont *et al.* 2012, Mohita 2021). Liigirikkusest võib olla tingitud ka uurimuste rohkus. Suurem osa uurimustest (kolm artiklit neljast) sega- ja lehtmetsavööndist leidsid, et herbivooria laiuskraadiline gradient esineb antud loodusvööndis, millega kinnitati herbivooria määra gradienti. Sama tulemus (kolm artiklit neljast) saadi lähistroopilisest igihalja metsa vööndist, mis samuti viidab sellele, et herbivooria määra gradient võib eksisteerida. Laiuskraadilise gradiendi leidmine sega- ja lehtmetsavööndis ning lähistroopilises igihalja metsa vööndis võib olla põhjustatud samadest asjaoludest, mis põhjustavad suuremat herbivooria alaste uurimistööde hulka nendes loodusvööndites: nendes vööndites on väga liigirikas taime- ja loomastik, sealhulgas palju ja mitmekesised herbivoorid (Kont *et al.* 2012, Mohita 2021), mis võivad omavahelistes vastasmõjudes viia suuremale herbivooria määrale.

Ekvatoriaalse metsa vööndi kohta on tulemused võrdsed (neljast artiklist kaks kinnitavad herbivooria määra laiuskraadilist gradienti, kaks lükkavad ümber). Kuna tulemused on võrdsed, on selles loodusvööndis võimatu teha kindlat järeldust herbivooria määra gradiendi kohta. Tulemus on natuke üllatav, sest ka ekvatoriaalse metsa vöönd on väga liigirikas nagu ka sega- ja lehtmetsavöönd ja lähistroopilise igihalja metsa vöönd, kus laiuskraadiline gradient leiti. Tulemus

võib olla seletatav sellega, et ekvatoriaalsed metsad levivad laiuskraadiliselt suhteliselt kitsal ja homogeensete kliimatingimustega alal ( $0^{\circ}$  -  $10^{\circ}$  laiuskraadidel; Kont *et al.* 2012), kus laiuskraadiline erinevus herbivooria määras ei pruugi olla suur.

Savannivööndi kohta leiti kolm uurimust, millest ainult üks (Morrow ja Fox 1989) kinnitab herbivooria määra gradienti ning seda ainult lõunapoolkera liikide puhul. Sellest tulenevalt ei saa herbivooria määra gradienti antud loodusvööndis kinnitada.

Tundra- ja metsatundravööndi kohta leiti kaks uurimust, millest üks (Kozlov *et al.* 2015) kinnitab herbivooria määra gradienti. Lähtudes nendest tulemustest ei saa väita, et antud loodusvööndis esineb herbivooria määra gradient. Samad tulemused tulid metsastepivööndi kohta: ka sellest loodusvööndist leiti kaks uurimust, millest üks (Garibaldi *et al.* 2010) kinnitab herbivooria määra gradienti.

Käesolevas töös selgus, et jää-, okasmetsa-, rohtla- ja kõrbevööndite kohta andmabaasis *Google Scholar* artiklid herbivooria määra hindamise kohta puuduvad (Tabel 3). Jäävööndi kohta pole uurimuste puudumine üllatav, sest selles vööndis puudub tihti taimkate (Kont *et al.* 2012). Ka kõrbevööndis võib herbivooria uurimine olla raskendatud, sest sealne taimeistik on väga vaene, taimed on kas lühike elueaga või sukulentsed ja herbivooride vastase füüsilise kaitsega nagu näiteks ogadega (Mohita 2021). Herbivooria määra uurinud artiklite puudumine okasmetsavööndis võib olla tingitud sellest, et herbivooria on üldiselt okaspuudel mitu korda väiksem kui lehtpuudel (Lim *et al.* 2015, Zvereva *et al.* 2020). Herbivooria alaste uurimuste puudumine rohtlavööndis on aga ootamatu, sest seal kasvab palju kõrrelisi ja rohundeid (Mohita 2021) ning võiksid elutseda neist toituvad herbivoorid. Andmete puudumine viitab sellele, et herbivooria määra antud loodusvööndis tuleks tulevikus uurida.

Saadud tulemuste põhjal võib oletada, et Coley ja Barone (1996) eksisid, kui nad väitsid, et herbivooria määr on troopikas oluliselt kõrgem kui parasvöötmes, kuna rohkem tõendeid herbivooria määra gradiendist on leitud just parasvöötmes ja lähistroopilises kliimavöötmes (sega- ja lehtmetsavööndis ja lähistroopiline igihalja metsa vööndis).

Eeldus, et herbivooria määra gradient esineb ainult põhjapoolkeral võib olla õige, kuna seda tulemust on saadud paljudes uurimustes (Gao *et al.* 2016, Morrow ja Fox 1989, Pennings *et al.*

2001, Zhang *et al.* 2016, Zvereva *et al.* 2020). Samuti kinnitasid Kozlov ja Klemola (2017) lõunapoolkera uurides, et seal herbivooria määr ei muutunud laiuskraaditi. See nähtus võib sõltuda asjaolust, et lõunapoolkeral on vähem maismaad ja mõned loodusvööndid lõunapoolkeral ei esine.

## KOKKUVÕTE

Bakalaureusetöö eesmärgiks oli uurida, millised organismirühmad söövad taimi ja kas nende poolt ära söödavas taimses massis ehk herbivooria määras on globaalne muster. Töö eesmärgi saavutamiseks anti ülevaade herbivooriast erinevates loodusvööndites ning üritati põhjendada, kas ja miks tekib herbivooria määra laiuskraadiline globaalne muster.

Käesoleva töö tulemustest selgus, et kõige rohkem on uuritud putukherbivooride, mitte teiste herbivoorirühmade poolt tekitatava kahju määra taimedele. Samuti selgus, et herbivooria määra globaalne muster eksisteerib vähesel määral ainult põhjapoolkeral, sest positiivsete tulemustega uurimuste osakaal loodusvöönditi oli kõige suurem lähistroopilise igihalja metsa vööndis ja sega- ja lehtmetsavööndis põhjapoolkeral. Tõenäoliselt esineb globaalne muster nii taimestiku kui ka loomastiku poolest liigirikastes loodusvööndites (lähistroopiline igihalja metsa vöönd ja sega- ja lehtmetsavöönd). Kuid on ka erandeid nagu rohtlavöönd, mille kohta kahjuks artikleid ei leitud.

Kokkuvõttes on võimatu teha kindlat järeldust herbivooria määra globaalse mustri eksisteerimisest, kuna paljudest loodusvöönditest (jää-, okasmetsa-, rohtla- ja kõrbevöönditest) andmebaasis *Google Scholar* artiklid puuduvad. Andmed nendest loodusvöönditest võivad muuta lõpptulemust. Herbivooria määra gradiendist täieliku pildi saamiseks on vaja jätkata uuringuid puuduvate loodusvööndite kohta.

## KASUTATUD KIRJANDUS

- Adams J.M., Rehill B., Zhang Y., Gower J.** (2008). A test of the latitudinal defense hypothesis: herbivory, tannins and total phenolics in four North American tree species. – *Ecological research*, Vol. 24, No. 3, pp. 697-704.
- Adams J.M., Zhang Y.** (2009). Is there more insect folivory in warmer temperate climates? A latitudinal comparison of insect folivory in eastern North America. – *Journal of Ecology*, Vol. 97, No. 5, pp. 933-940.
- Adams, J. M., Rehill, B., Zhang Y., Gower J.** (2009). A test of the latitudinal defense hypothesis: herbivory, tannins and total phenolics in four North American tree species. – *Ecological Research*, Vol. 24, No. 3, pp. 697-704.
- Adams, J. M., Zhang, Y., Basri, M., Shukor, N.** (2009). Do tropical forest leaves suffer more insect herbivory? A comparison of tropical versus temperate herbivory, estimated from leaf litter. – *Ecological Research*, Vol 24, No. 6, pp 1381.
- Andrew, N. R., Hughes, L.** (2005). Herbivore damage along a latitudinal gradient: relative impacts of different feeding guilds. – *Oikos*, Vol. 108, No. 1, pp. 176-182.
- Andrew, N. R., Hughes, L.** (2007). Potential host colonization by insect herbivores in a warmer climate: a transplant experiment. – *Global Change Biology*, 13(8), 1539-1549.
- Andrew, N. R., Hughes, L.** (2007). Potential host colonization by insect herbivores in a warmer climate: A transplant experiment. – *Global Change Biology*, Vol. 13, No. 8, pp. 1539-1549.
- Barrio I.C., Lindén E., [...] Kozlov M.V.** (2017). Background invertebrate herbivory on dwarf birch (*Betula glandulosa-nana* complex) increases with temperature and precipitation across the tundra biome. – *Polar Biology*, Vol. 40, pp. 2265–2278.
- Bradford A.** (2016). Herbivores: Facts About Plant Eaters. [veebileht] <https://www.livescience.com/>
- Bruce T.** (2014). Interplay between insects and plants: dynamic and complex interactions that have coevolved over millions of years but act in milliseconds. – *Journal of Experimental Botany*, Vol. 66, No. 2, pp. 455–465



- Coley P., Aide M.** (1991). Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broadleaved forests. *Plant–animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions* (pp. 25–49). New York
- Coley P., Barone J.** (1996). Herbivory and plant defenses in tropical forests. - Annual Review of Ecology and Systematics. – *Annual Review of Ecology and Systematics*, Vol. 27, pp. 305-335
- Gao, J., Fang, C., Zhao, B.** (2016). The latitudinal herbivory hypothesis revisited: To be part is to be whole. – *Ecology and evolution*. Vol. 9, No. 7, pp. 3681-3688.
- Garibaldi L.A., Kitzberger T., Ruggiero A.** (2010). Latitudinal decrease in folivory within *Nothofagus pumilio* forests: dual effect of climate on insect density and leaf traits? – *Global Ecology and Biogeography*, Vol. 20, No. 4, pp. 609-619.
- Hirakawa H.** (2008). Coprophagy in leporids and other mammalian herbivores. – *Mammal review*. Vol. 31, No. 1, pp. 61-80
- Just, M. G., Dale, A. G., Long, L. C., Frank, S. D.** (2019). Urbanization drives unique latitudinal patterns of insect herbivory and tree condition. – *Oikos*. Vol. 128, No. 7, pp. 984-993.
- Kont, A., Jankovski K., Kont H., Vahing B., Hiimaa H.** (2012) Loodusgeograafia 8. klassile: loodusvööndid. Tallinn: AVITA. 152lk.
- Kozlov M.V.** (2008). Losses of birch foliage due to insect herbivory along geographical gradients in Europe: a climate-driven pattern? – *Climatic Change*, Vol. 87, pp. 107-117.
- Kozlov, M. V., Klemola, T.** (2017). Hemispheric asymmetries in herbivory: do they exist? – *Journal of Ecology*. Vol. 105, No. 6, pp. 1571-1574.
- Kozlov, M.V., Filippov, B.Y., Zubrij, N.A., Zverev V.** (2015). Abrupt changes in invertebrate herbivory on woody plants at the forest–tundra ecotone. – *Polar Biology*, Vol. 38, pp. 967–974
- Lim J., Fine P., Mittelbach G.** (2015). Assessing the latitudinal gradient in herbivory. – *Global Ecology and Biogeography*. Vol. 24, No. 10, pp. 1106-1112
- Martin, J. P., Beyerlein, A., Dacks, A. M., Reisenman, C. E., Riffell, J. A., Lei, H., Hildebrand, J. G.** (2011). The neurobiology of insect olfaction: Sensory processing in a comparative context. – *Progress in Neurobiology*, Vol. 95, No. 3, pp. 427-447.
- Mohita N.** (2021). 13 Major Natural Regions of the World. [veebileht] <https://www.yourarticlelibrary.com/>
- Moles, A. T.** (2013). Dogmatic is problematic: Interpreting evidence for latitudinal gradients in herbivory and defense. – *Ideas in Ecology and Evolution*. Vol 6, No. 1.
- Moles, A. T., Bonser, S. P., Poore, A. G., Wallis, I. R., Foley, W. J.** (2011). Assessing the evidence for latitudinal gradients in plant defence and herbivory. – *Functional Ecology*, Vol. 25, No. 2, pp. 380-388.

- Moreira, X., Abdala-Roberts, L., Parra-Tabla, V., Mooney, K. A.** (2015). Latitudinal variation in herbivory: influences of climatic drivers, herbivore identity and natural enemies. – *Oikos*, Vol. 124, No. 11, pp. 1444-1452
- Moreira, X., Castagneyrol, B., Abdala-Roberts, L., Berny-Mier y Teran, J. C., Timmermans, B. G., Bruun, H. H., [...] Tack, A. J.** (2018). Latitudinal variation in plant chemical defences drives latitudinal patterns of leaf herbivory. – *Ecography*, Vol. 41, No. 7, pp. 1124-1134.
- Morrow, P. A., Fox, L. R.** (1989). Estimates of pre-settlement insect damage in Australian and North American forests. – *Ecology*, Vol. 70, No. 4, pp. 1055-1060
- Neves F.S., Silva J.O., Espírito-Santo M.M., Fernandes G.W.** (2013). Insect Herbivores and Leaf Damage along Successional and Vertical Gradients in a Tropical Dry Forest. – *Biotropica*, Vol. 46, No. 1, pp. 14-21.
- Pennings S.C., Siska E.L., Bertness M.D.** (2001). Latitudinal differences in plant palatability in atlantic coast salt marshes. – *Ecology*, Vol. 82, No.5, pp. 1344-1359.
- Pennings S.C., Zimmer M.** (2007). Latitudinal variation in plant–herbivore interactions in European salt marshes. – *Oikos*, Vol. 116, No. 4, pp. 543-549.
- Pisanu S., Farris E., Filigheddu R., García M.** (2012). Demographic effects of large, introduced herbivores on a long-lived endemic plant. – *Plant Ecology*, Vol. 213, pp. 1543–1553
- Salazar, D., Marquis, R. J.** (2012). Herbivore pressure increases toward the equator. – *Proceedings of the National Academy of Sciences*, Vol. 109, No. 31, pp. 12616-12620.
- Stevens A.** (2010). Predation, Herbivory, and Parasitism. – *Nature Education Knowledge*, Vol. 3, No. 10, pp. 36.
- Zhang Y., Adams J., Zhao D.** (2010). Does insect folivory vary with latitude among temperate deciduous forests? – *Ecological Research*, Vol. 26, No. 2, pp. 377-383.
- Zhang, S., Zhang, Y., Ma, K.** (2016). Latitudinal variation in herbivory: hemispheric asymmetries and the role of climatic drivers. – *Journal of Ecology*, Vol. 104, No. 4, pp. 1089-1095.
- Zvereva E.L., Zverev V., Usoltsev V.A., Kozlov M.V.** (2020). Latitudinal pattern in community-wide herbivory does not match the pattern in herbivory averaged across common plant species. – *Journal of Ecology*, Vol. 108, No. 6, pp. 2511-2520.

**Lihthitsents lõputöö salvestamiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks  
ning juhendaja(te) kinnitus lõputöö kaitsmisele lubamise kohta**

Mina, **Darja Jegorenkova**, sünniaeg **19.05.2000**, isikukood **60005190263**

1. annan Eesti Maaülikoolile tasuta loa (lihthitsentsi) enda loodud lõputöö  
**“Herbivooria määr globaalsel skaalal”**,  
mille juhendaja on **Pille Gerhold, PhD**,

- 1.1. salvestamiseks säilitamise eesmärgil,
- 1.2. digiarhiivi DSpace lisamiseks ja
- 1.3. veebikeskkonnas üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile;

3. kinnitan, et lihthitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete  
kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Lõputöö autor                      /allkirjastatud digitaalselt/

Tartu, 25.05.2021

---

**Juhendaja(te) kinnitus lõputöö kaitsmisele lubamise kohta**

Luban lõputöö kaitsmisele.

Pille Gerhold /allkirjastatud digitaalselt/

25.05.2021